Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXIX, n° 35.
Bruxelles, juillet 1953.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXIX, nr 35.
Brussel, Juli 1953.

NOTES SUR LES MAMMIFÈRES.

XXXIX — De quelques particularités adaptatives du squelette des Paresseux,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles).

Si les Tatous (Dasypodidés) fournissent la clef pour la compréhension de l'avantage fonctionnel que présente la réunion des vertèbres lombaires au moyen de processus spéciaux appelés « anapophyses » (1), les particularités ostéologiques de la région lombaire et pelvienne des Paresseux actuels (Bradypodidés) n'ajoutent rien à l'interprétation pragmatique de la « xénarthrie ».

On conçoit facilement que la rigidité de la colonne vertébrale, dans sa partie lombo-sacrale, rend possible, chez les Tatous et aussi chez les Fourmiliers (Myrmécophagidés), la libération des membres antérieurs de leur rôle d'organes d'appui et leur utilisation en qualité d'outils pour creuser le sol (2). D'aplomb sur les membres postérieurs et, dans une certaine mesure, sur la queue, les Tatous tiennent en suspens le devant du corps; chez plusieurs espèces, les os iliaques convergent vers l'avant pour former, comme chez le Galéopithèque et chez de nombreux Chéiroptères, une pince tenant solidement la partie pré-pelvienne de la colonne vertébrale (voir la fig. 1).

(1) Voir: S. FRECHKOP, 1949.
(2) Voir: Max WEBER, 1927-28, II, p. 201.

Au contraire, le corps des Bradypodidés, animaux entièrement arboricoles, ne s'appuie pas sur un substratum, mais est suspendu la plupart du temps par les quatre membres à une

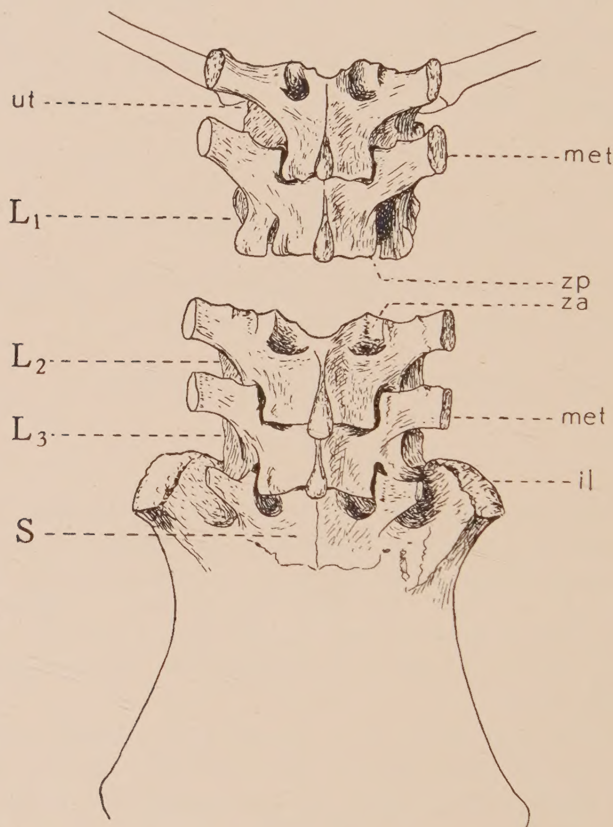


Fig. 1. — Vue dorsale des vertèbres lombaires (L) du Tatou *Euphractus sexcinctus* (LINNÉ). La première des trois vertèbres sacrales (S) conserve encore les caractères des lombaires. La première de celles-ci (L_1) a été déboîtée de la deuxième (L_2) pour montrer les échancrures des zygapophyses antérieures (*za*) dans lesquelles coulissent les zygapophyses postérieures (*zp*). Les contours extérieurs des os iliaques (*il*) montrent que ceux-ci agissent comme un étau sur les vertèbres sacrales; *met* — métapophyses; *ut* — ultime vertèbre thoracique. — (Grandeur naturelle environ).

branche d'arbre, le dos en bas (3) ; par conséquent, la colonne vertébrale, en raison du poids du corps, aurait tendance de se courber en arc, la convexité dirigée vers le sol ; des conditions structurales spéciales viennent, cependant, contrecarrer cette tendance.

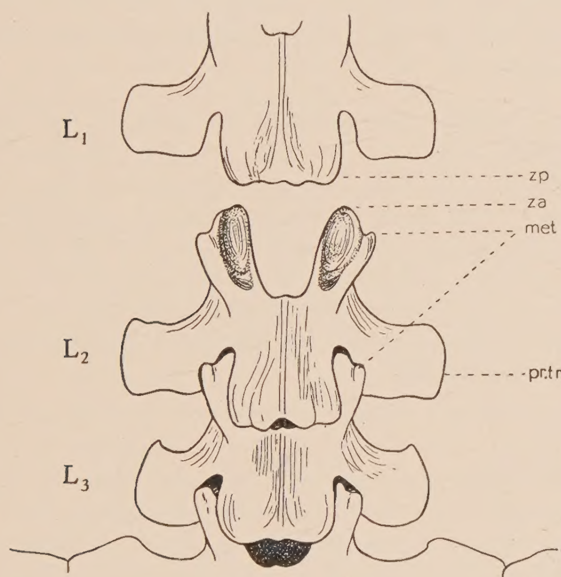


Fig. 2. — Vue dorsale des vertèbres lombaires (L) du Paresseux *Bradypus tridactylus* LINNÉ. La première lombaire a été déboîtée de la deuxième pour montrer les creux des zygapophyses antérieures (*za*) ; *pr. tr.* — processus transversal ; les autres désignations comme sur la fig. 1. — (Agrandi une fois et demie environ).

Les particularités de la structure des Bradypodidés ne sont pas mentionnées par E. J. SLIJPER (1946) dans son excellent travail sur la colonne vertébrale de la presque totalité des Mammifères. Les lignes qui suivent sont appelées à combler cette lacune ne fût-ce qu'en partie.

(3) Bien que R. ANTHONY (1907, p. 71) disait des Bradypodidés que « leur attitude dans les arbres est toujours renversée », ce n'est pas l'unique position que prennent ces lents mais habiles grimpeurs (voir : BEEBE, 1926 ; BÖKER, 1932 ; BRITTON, 1941).

La « xénarthrie » qui caractérise les Fourmiliers et les Tatous, a subi une forte réduction chez les Paresseux ou, peut-être, ne s'y est pas développée ; en effet, chez *Bradypus tridactylus,* les anapophyses et les échancrures respectives dans lesquelles elles devraient s'emboîter, sont à peine ébauchées ; il n'y en a ni traces ni ébauches chez *Cholœpus didactylus* (4). Si donc la rigidité de la partie lombaire de la colonne vertébrale était nécessaire aux Paresseux, elle devrait être réalisée par un autre moyen.

Or celui-ci existe effectivement et n'est qu'une perfection d'un dispositif qu'on trouve déjà, en plus de la xénarthrie, chez les Tatous. Ceux-ci, comme le montre la fig. 1, ont les zygapophyses postérieures d'une vertèbre lombaire serrées entre les zygapophyses antérieures de la vertèbre lombaire suivante (5). C'est d'ailleurs un mode d'articulation qu'on retrouve chez les Pangolins (Manidés, famille qui constitue l'ordre des *Pholidota),* chez les Ongulés artiodactyles et chez certains Carnivores (6).

En comparant la région lombaire du Paresseux *Bradypus tridactylus* (fig. 2) avec celle du Tatou *Euphractus sexcinctus,* on constate, chez le premier, que, en même temps que les zygapophyses postérieures d'une vertèbre sont logées dans les concavités des zygapophyses antérieures de la vertèbre suivante, de minuscules métapophyses de cette dernière — excroissances des zygapophyses antérieures — empiètent sur les processus transversaux de la vertèbre précédente. On comprend que ces petites métapophyses constituent des crans d'arrêt empêchant

(4) H. F. Gadow (1933, p. 63), en notant l'absence de xénarthrie chez les Bradypodidés et en décrivant leurs vertèbres lombaires, trouvait qu'elles étaient cependant différentes de celles de tous les autres Mammifères.

(5) Ce mode d'articulation existe aussi entre les vertèbres qui précèdent immédiatement les lombaires, ainsi que dans la première sacrale.

(6) Slijper (1946, p. 38), en parlant de « embracing zygapophyses », voit dans ce caractère une particularité des Artiodactyles. Cependant H. Winge (1941, p. 284) cite J. L. Wortman (1894) qui, à l'occasion du (†) *Patriofelis,* parlait des « involuted » zygapophyses des vertèbres lombaires des Carnivores. (Toutefois, beaucoup de genres de ce dernier ordre montrent que ce sont les zygapophyses antérieures d'une vertèbre lombaire qui se trouvent enchassées dans des échancrures des zygapophyses de la vertèbre précédente.)

les zygapophyses postérieures de quitter les échancrures dans lesquelles elles sont logées.

On voit donc, à la fois, la preuve que la rigidité dans la partie lombaire du squelette est nécessaire aux Paresseux arboricoles et le moyen de la réaliser, chez l'un d'eux tout au moins ; car, si étrange que cela puisse paraître, on ne retrouve pas, aussi bien prononcées, lesdites métapophyses chez le *Cholœpus didactylus*. Mais la longueur relativement moindre de sa région lombaire suggère l'idée de l'inutilité de dispositifs spéciaux dans l'articulation de ses vertèbres. La comparaison des squelettes de deux genres — de *Bradypus* et de *Cholœpus* — montre effectivement qu'alors que, chez le premier, le nombre des vertèbres lombaires est un sixième du nombre total des vertèbres thoraciques et lombaires, chez le second, le nombre des lombaires ne constitue qu'un neuvième de la somme analogue ; autrement dit, la valeur relative de la longueur de la région lombaire est chez le *Cholœpus* une fois et demie plus petite que chez le *Bradypus*. Le tableau ci-après, dressé d'après des squelettes conservés à l'Institut, met en évidence les différences quantitatives dans les colonnes vertébrales des genres comparés :

Espèce	Sexe	Vertèbres					
		cervicales	thoraciques	lombaires	sacrales	pseudo-sacr.	caudales
Bradypus tridactylus	♀	9	16	3	4	2	9
» »	♀	9	15	3	4	2	(incompl.)
» »	♂	9	15	3	4	2	(incompl.)
			18				
Cholœpus didactylus	♀	7	23	4	4	3	4
» »	♂	7	24	3	4	3	5
			27				

Dans deux des squelettes examinés de *Bradypus tridactylus*, les vertèbres postérieures de la cage thoracique portent des côtes qui leur sont soudées et, dans l'un d'eux, une des côtes

de la dernière vertèbre thoracique apparaît plutôt comme une partie étirée du processus transversal. Bien que ces côtes soient soudées aux vertèbres, elles indiquent la limite de l'extension, vers l'arrière, de la cavité pulmonaire, en d'autres termes, la position du diaphragme.

En comparaison du Paresseux tridactyle, le *Cholœpus* fait l'impression d'avoir un thorax qui s'est développée, vers l'arrière, jusqu'au sacrum et au détriment de la région lombaire.

Dans le squelette de *Cholœpus* femelle examiné, la dernière des vertèbres lombaires est déjà réunie aux os iliaques, mais n'est pas soudée à la vertèbre qui suit ; elle ne participe donc pas à la formation du sacrum. Toutefois, la tendance à réduire la longueur de la région lombaire à trois vertèbres seulement, est nette dans ce squelette ; elle est parachevée dans le squelette du mâle de la même espèce, ainsi que dans ceux de *Bradypus*.

D'autre part, étant donné que souvent, chez le *Bradypus*, la 9me vertèbre cervicale (comme c'est le cas dans deux squelettes examinés au cours de cette étude) et parfois aussi la 8me, portent des côtes qui y sont soudées, il est permis de supposer que les ancêtres des Paresseux arboricoles avaient, comme c'est la règle pour les Mammifères, sept vertèbres cervicales. Au cours de l'évolution, les poumons et la ceinture pectorale semblent s'être déplacés en arrière et ainsi deux vertèbres thoraciques, exemptes de la participation à la formation de la cage thoracique, ont pu venir s'ajouter au nombre primitif des vertèbres cervicales. Il paraît probable que la courbure en S de la trachée des Paresseux est en corrélation avec ces modifications de leur colonne vertébrale.

De leur côté, les os coxaux semblent s'être propagés en avant, en faisant de la dernière vertèbre lombaire la première sacrale, aussi bien chez *Cholœpus* que chez *Bradypus*.

Le chevauchement de la cavité thoracique vers l'arrière et du bassin vers l'avant, le long de la colonne vertébrale, s'explique, mécaniquement parlant, mieux chez les Paresseux que chez divers autres Vertébrés où il fut supposé.

En effet, à la tendance de la colonne vertébrale de se courber passivement en un arc s'oppose, chez les Bradypodidés, la traction musculaire déterminée par la volonté ou le besoin de l'animal de garder son échine droite. L'interaction de ces forces opposées devait amener : 1) le rapprochement entre le thorax et le bassin et, 2) la connexion plus intime entre les

zygapophyses des vertèbres lombaires. — L'explication de la formation de ces particularités du squelette des Paresseux, ici exposée, n'est pas une preuve de croyances mécanistes chez l'auteur de ces lignes ; il suppose simplement que les phénomènes de la vie organique ne peuvent pas échapper aux lois de la mécanique, établies pour l'univers.

L'efficacité des dispositifs anatomiques examinés est telle que les Paresseux peuvent rester un certain temps accrochés à une branche horizontale uniquement par les membres postérieurs, les extrémités antérieures étant alors libérées, dans l'un ou l'autre but, de leur rôle d'organes de suspension ; le corps d'un Paresseux ainsi agrippé reste néanmoins en position parallèle à la branche. La queue appuyée contre celle-ci contribue à permettre cette position du corps.

En plus du rapprochement entre le thorax et le bassin, la suspension, dos en bas, par les quatre extrémités aurait dû, comme l'a très justement noté Howell (1930, p. 17), provoquer un rapprochement des points d'attache dans chacune des ceintures des membres. Ceci ne s'est pas produit, cependant, dans l'évolution des Paresseux arboricoles. Les points d'attache des extrémités antérieures sont restés très éloignés l'un de l'autre grâce à la présence, comme c'est la règle pour les Mammifères arboricoles, de clavicules bien développées (7). La largeur du thorax ne constitue cependant pas d'obstacle à la faculté pour les Paresseux de joindre les deux coudes de leurs très longs bras aussi bien sur la poitrine que derrière le dos, comme l'a observé W. Beebe (1926, p. 17).

De plus, comme le remarque Howell, la pesanteur n'agissant pas, chez les Paresseux arboricoles suspendus dos en bas, en direction ventrale, le thorax n'a pas acquis la forme transversalement comprimée, typique pour la plupart des Mammifères quadrupèdes terrestres, et les côtes ont pu se développer davantage vers les flancs (8). Le thorax des Bradypodidés est donc resté plus développé dans le sens transversal que dorso-ventral, de même que chez l'Homme, chez les Singes brachiateurs (ou « Anthropomorphes ») et les Chéiroptères.

(7) Dans la famille des Chats presque toutes les espèces ont la capacité de grimper aux arbres; elles l'ont gardée après être devenus des coureurs digitigrades; aussi les Félidés ont-ils encore des clavicules, bien que rudimentaires; les Canidés, également digitigrades, mais ayant perdu les clavicules, ne sont plus arboricoles.

(8) Cette intéressante considération est reprise par Britton (1941, pp. 191-192) dans son beau travail d'ensemble sur les Paresseux.

En ce qui concerne les extrémités postérieures, un rapprochement entre leurs points d'attache, auquel on aurait pu s'attendre, en tenant compte de la suspension du corps, et qui se serait traduit par une compression transversale du bassin, ne s'est pas réalisé non plus chez les Paresseux arboricoles. Bien au contraire, leur bassin est très large grâce au développement considérable des processus transversaux des vertèbres sacrales, auxquelles sont attachés de larges os iliaques, et des vertèbres pseudo-sacrales (fig. 3 et 4).

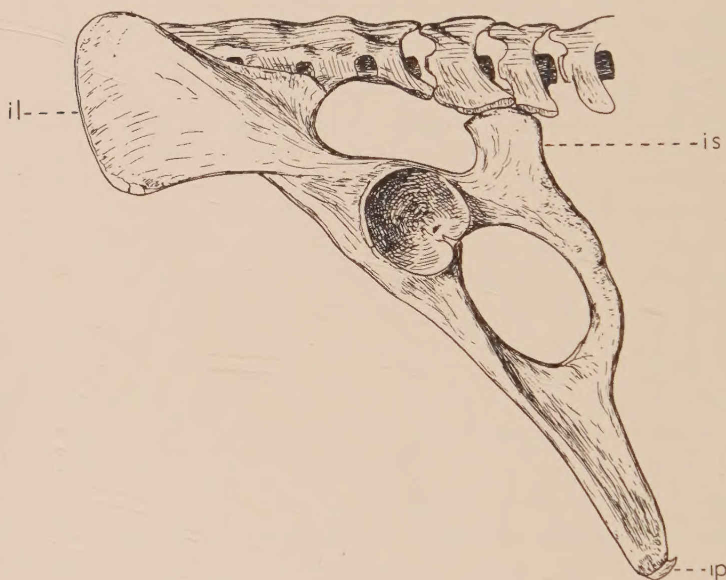


Fig. 3. — Vue latérale gauche du bassin d'une femelle de *Bradypus tridactylus* Linné; *il* — os iliaque; *ip* — os interpubien; *is* — ischion. (Environ 4/5 de la grandeur naturelle).

La postérieure de ces dernières forme avec les ischions cette articulation particulière qui est commune aux animaux qu'on réunissait autrefois sous le nom d'Edentés, c'est-à-dire aux Xénarthres, aux Pholidotes (Pangolins) et aux Tubulidentés (Oryctérope). Comme le montrent les figures 3 et 4, dans le squelette du *Bradypus*, la première des vertèbres post-pelviennes montre la tendance de participer à cette articulation. On comprend aisément que l'existence de celle-ci est aussi utile

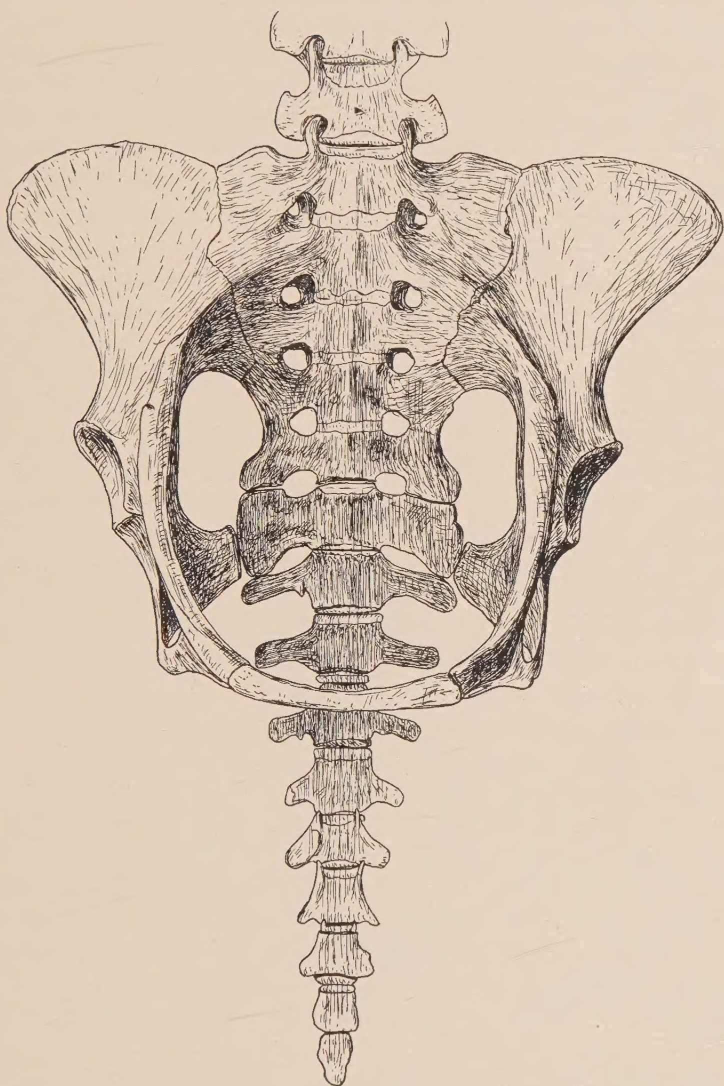


Fig. 4. — Vue ventrale du bassin et des parties adjacentes de la colonne vertébrale de *Bradypus tridactylus* Linné (même spécimen que celui ayant servi pour l'exécution de la fig. 3). — (Environ 4/5 de la grandeur naturelle).

aux Paresseux qu'aux « Edentés » qui se meuvent à terre : elle contribue à la rigidité de toute la partie lombo-sacrale du corps en empêchant la colonne vertébrale de pivoter, par rapport au bassin, au niveau de l'articulation ilio-sacrale. L'articulation ischio-caudale détermine la courbure de l'arrière du dos qui, d'après l'observation très juste de W. BEEBE (1926, p. 17), compense la disparité des longueurs entre les membres antérieurs et les membres postérieurs, ceux-ci moins longs que les premiers.

Alors qu'au-devant les os iliaques sont tenus écartés l'un de l'autre par les processus transversaux des vertèbres lombaires, les os pubiens sont, chez *Bradypus,* éloignés l'un de l'autre par un os interpubien qui est simplement le résultat de l'ossification du ligament symphysaire. Cette cale solide, qui porte souvent au milieu de son bord antérieur une petite pointe ou tubérosité, empêche la compression transversale de la partie ventrale du bassin osseux, de sorte que la section de celui-ci mesure presqu'autant d'une cuisse à l'autre que de la colonne vertébrale à la symphyse pubienne (voir la fig. 4). L'os interpubien du *Bradypus* joue donc un rôle analogue à celui des clavicules dans sa ceinture pectorale ou, plutôt, à celui du *manubrium sterni.* Chez *Cholœpus,* où la cale interpubienne n'existe point, la section transversale du bassin osseux est néanmoins assez large encore.

La queue des Paresseux actuels, courte, mais grosse à la base, à pointe retroussée dorsalement, leur est utile pour l'ascension dans les arbres, comme le note W. BEEBE. Elle est, fonctionnellement parlant, comparable sous ce rapport à la queue des Anomaluridés et des Erethizontidés et, parmi les Oiseaux, à celle des Pics. D'autre part, en tant qu'organe d'appui, elle a une destination qui ne diffère pas essentiellement de celle de la queue des Tatous, de l'Oryctérope, etc. ; mais, comme déjà dit plus haut, elle s'appuie la plupart du temps contre une branche horizontale, c'est-à-dire de bas en haut.

Lorsqu'on compare les Paresseux actuels, les *Bradypodidæ,* aux Paresseux géants fossiles ou « Ground Sloths » des auteurs d'expression anglaise, aux (†) *Gravigrada* (9), on conçoit immé-

(9) G. G. SIMPSON (1931, 1945) remplace ce nom de famille donné par OWEN (1842) par celui de « superfamille » des *Megalonychoidea,* ce qui n'ajoute rien pour comprendre leurs particularités.

diatement que le poids du corps de ces derniers ne pouvait plus leur permettre de grimper aux arbres. Adaptés cependant à une nourriture consistant en feuillage, en pousses tendres et en fruits, ils devaient se tenir en position semi-redressée pour pouvoir atteindre les branches basses des arbres, probablement de mêmes genres (10) que ceux sur lesquels vivaient leurs ancêtres de taille plus petite.

L'énorme masse de leurs viscères abdominaux demandait un support solide, pour éviter le risque de passer à travers une large sortie du bassin. Aussi voit-on, chez les Paresseux terrestres, de larges plateaux en lesquels se sont développés leurs os iliaques (fig. 5) ; ces plateaux sont situés sous un angle

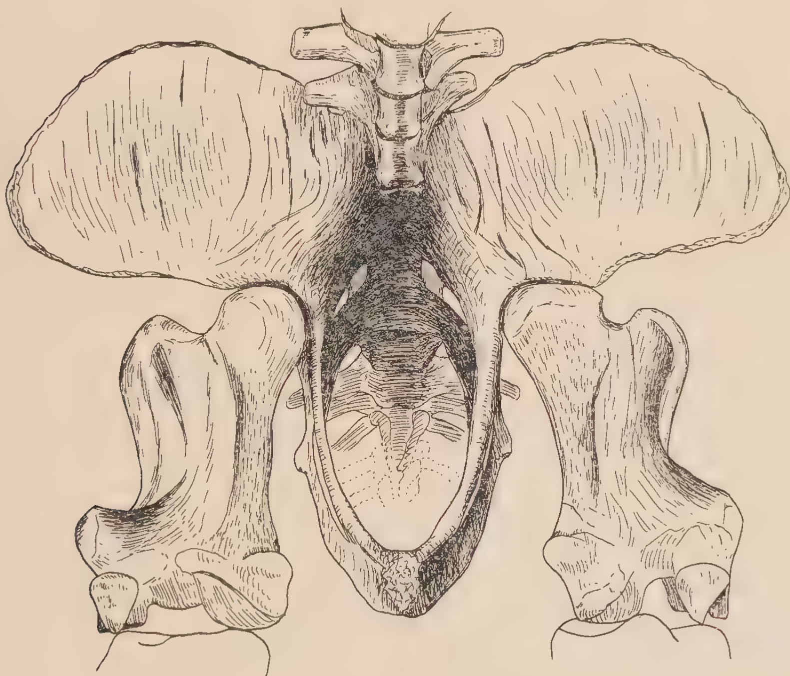


Fig. 5. — Bassin du Paresseux terrestre (†) *Megatherium americanum* Owen, vu de devant. — (Environ 1/15 de la grandeur naturelle).

(10) Les Paresseux actuels se nourrissent principalement de feuillage des arbres du genre *Cecropia* (voir: Beebe et Britton, cités plus haut).

presque droit par rapport à la colonne vertébrale et leur face antérieure (morphologiquement parlant, ventrale) est concave, destinée à soutenir les viscères. Le contour des os iliaques se rapproche de la forme d'un demi-disque chez le (†) *Megatherium*, tandis que chez le (†) *Mylodon* il a acquis un aspect tétragonal. En même temps que leurs os iliaques s'étalaient de plus en plus, les vertèbres sacrales, ainsi que l'entrée du bassin, subissaient, conformément au principe de compensation structurale énoncé par GOETHE, une réduction en sens transversal. Mécaniquement parlant, l'orientation des condyles des fémurs explique ici la compression du bassin (voir la fig. 5). Des Paresseux fossiles de taille plus faible, tels que le (†) *Nothrotherium* (voir : LULL, 1929) présentent, à ce point de vue, un état intermédiaire entre celui des Paresseux arboricoles et celui des Paresseux terrestres.

Il est donc permis d'admettre pour ces derniers une origine à partir d'ancêtres arboricoles et de petite taille ; morphologiquement cela se justifie par l'absence de « xénarthrie » et par les considérations qui viennent d'être exposées. D'autre part, la présence chez tous les « Bradymorphes », comme R. ANTHONY (1907) appelait l'ensemble des Paresseux arboricoles et terrestres, de l'articulation ischio-caudale autorise de supposer qu'ils proviennent d'ancêtres capables de creuser le sol, mais qui manifestaient une préférence pour le feuillage plutôt que pour les racines des végétaux ; autrement dit, qui avaient une prédisposition d'atteindre les branches d'arbres plutôt que de vivre dans des terriers. Cette hypothèse s'accorde avec le point de vue accepté par les paléontologistes (voir : O. ABEL, 1912, et G. G. SIMPSON, 1945 et 1951) (11).

Les modifications adaptatives de la région lombo-sacrale des Xénarthres et des Pholidotes ; l'articulation ischio-caudale (pseudo-sacrale) que ces deux ordres de Mammifères ont en commun avec les Tubulidentés ; l'absence de dents pré-mâchelières chez tous les « Edentés » et leur tendance à l'homéodontie ; le régime alimentaire quasi-identique des Fourmiliers et de beaucoup de Tatous, ainsi que des Pangolins et de l'Oryctérope ; la ressemblance dans la conformation des cerveaux

(11) Voici comment s'exprime à ce sujet SIMPSON (1951, p. 85) : « Sloths originally specialized for life on the ground and for digging. Some utilized features of this specialization convertible for a very specialized sort of arboreal life. »

de divers Edentés qu'avait étudiés P. Gervais (1869) ; la faculté du derme de produire des écailles cornées commune à une partie des Xénarthres et aux Pangolins ; la tendance à développer le 2me et le 3me doigt aux dépens de la réduction d'autres doigts, — c'est-à-dire la tendance des extrémités de présenter un état « prémésaxonien » (Frechkop, 1937) ; et nombre d'autres caractères communs, suggèrent l'unité de l'origine des trois ordres en lesquels la systématique moderne a subdivisé l'ensemble des « Edentés ».

Index bibliographique.

Abel, O., 1912, *Grundzüge der Palæobiologie der Wirbeltiere.* (Stuttgart.)

Anthony, R., 1907, *Etudes et recherches sur les Edentés tardigrades et gravigrades.* (Arch. Zool. expér. et génér., 4e série, tome 6, pp. 31-72, 2 pl.)

Beebe, W., 1926, *The Three-Toed Sloth.* (Zoologica, New York, vol. VII, N° 1, 67 pp.)

Böker, H., 1932, *Zur biologischen Anatomie der Faultiere.* (Jahrb. f. Morphol. und mikrosk. Anat., Bd. 70, pp. 55-66.)

— , 1935-37, *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere.* (2 vols. ; Jena, G. Fischer.)

Britton, S. W., 1941, *Form and Function in the Sloth.* (The Quart. Rev. of Biol., vol. 16, N° 1, pp. 13-34, et N° 2, pp. 190-207.)

Frechkop, S., 1937, *Sur les extrémités de l'Oryctérope.* (Bull. Mus. r. Hist. natur. Belg., tome XIII, N° 19).

— , 1949, *Explication biologique, fournie par les Tatous, d'un des caractères distinctifs des Xénarthres, etc.* (Bull. Inst. r. Sc. natur. Belg., t. XXV, n° 28.)

Gadow, H. F., 1933, *The evolution of the vertebral column.* (Cambridge, Univ. Press.)

Gervais, P., 1869, *Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Edentés vivants et fossiles.* (Nouv. Arch. du Muséum d'Hist. Natur. de Paris, tome V, pp. 1-56, pl. I-V.)

Howell, A. B., 1930, *Aquatic Mammals.* (Springfield, Baltimore.)

Lull, R. S., 1929, *A Remarkable Ground Sloth.* (Mem. Peabody Mus. of Yale Univ., vol. III, part 2.)

Simpson, G. G., 1945, *The principles of classification and a classification of Mammals.* (Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., vol. 85.)

— , 1951, *The meaning of evolution.* (New Amer. Libr., New York.)

SLIJPER, E. J., 1946, *Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of Mammals.* (Verhand. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., afd. Natuurk., 2[de] Sect., Deel XLII, N° 5, 128 pp.)

WEBER, Max, 1927-28, *Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia.* (2[te] Aufl., Bd. I u. II, Jena, G. Fischer.)

WINGE, H., 1941, *The interrelationships of the mammalian genera.* (Trad. angl.) (Vol. II; Copenhague, éd. C. A. Reitzels.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

Ad. Goemaere, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles